

Prirodoslovno-matematički fakultet

Sveučilište u Zagrebu

SEMINARSKI RAD

PALEONTOLOŠKI DOKAZI EVOLUCIJE  
(PALEONTOLOGICAL EVIDENCE OF EVOLUTION)

Dominik Noršić,

Preddiplomski studij molekularne biologije

(Undergraduate Study of Molecular Biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2019.

## SADRŽAJ

1. UVOD .....	1
2. PRVI FOSILI .....	2
3. EDIACARA BIOTA .....	3
4. EVOLUCIJA BILJAKA.....	5
4.1. Rana evolucija biljaka .....	5
4.2. Prve prave biljke .....	6
4.3. Drvenaste biljke i pojava ploda .....	7
5. EVOLUCIJA ŽIVOTINJA.....	11
5.1. Kambrijska eksplozija.....	11
5.2. Uspon kralježnjaka .....	12
5.3. Terestrijalizacija .....	14
5.4. Evolucija kopnenih kralježnjaka.....	17
6. ZAKLJUČAK .....	23
7. LITERATURA.....	24
8. SAŽETAK .....	27
9. SUMMARY .....	28

## 1.UVOD

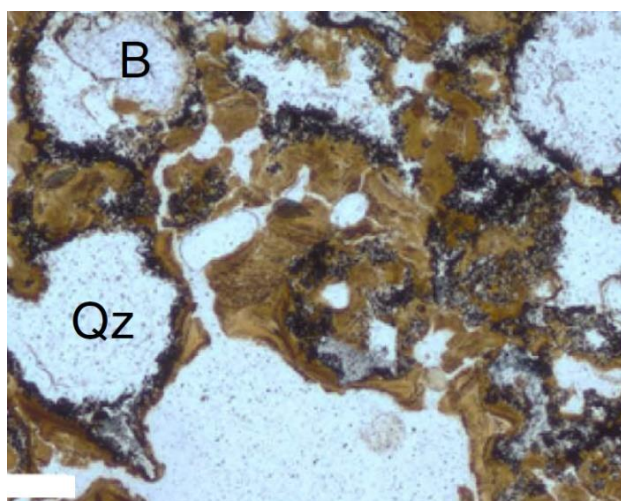
Evolucija je proces promjene svih oblika života, tj. njihovih osobina u vremenu. Osobine su kodirane genima koji se kopiraju i razmnožavanjem prenose na potomke. Mutacijama nastaju različite varijante gena, koje mogu uzrokovati izmjene jedinke ili joj dati potpuno nove osobine. Kroz mnogo generacija ove varijante gena polagano dovode do sve izraženijih razlika među jedinkama. Teoriju evolucije prvi je postavio Charles Darwin, 1859. godine. Evolucijske nizove, odnosno serije organizama povezane neprekidnom linijom od dalekog pretka do potomka, ne možemo promatrati u živome svijetu jer su preci recentnih oblika živjeli u dalekoj prošlosti te se moramo oslanjati na paleontološke nalaze, fosile.

U srednjem vijeku riječ fosil označavala je bilo kakav neobičan uzorak nađen u kamenu što je uključivalo kristale i općenito sve anorganske tvorevine. Tijekom 18. stoljeća ta riječ se koristi isključivo za dijelove nekad živućih bića, no danas u fosile ubrajamo sve ostatke organizama koji su živjeli tijekom prošlosti očuvane u sedimentu i sedimentnom kamenju kao i ostatke aktivnosti njihovog života i metabolizma. To uključuje otiske i tragove te životinjske konstrukte poput gnijezda ili jazbina (Prothero 1989). Fosilizacija je vrlo rijetka pojava pa je stoga za očekivati da nećemo naći očuvane serije prijelaznih oblika koji pokazuju kako su se organizmi razvijali. Ono što nalazimo u fosilnom zapisu su fragmenti prošlosti, dobivamo nepotpune informacije koje trebamo posložiti na način da što točnije opišemo moguće evolucijske nizove i odredimo pojavu bitnih svojstava tokom evolucije. Prva pojava (najstariji fosilni nalaz) nekog svojstva, odnosno fosiliziranog oblika života, može biti uzrokovana pojavom tog svojstva po prvi put tijekom evolucije, ali to često nije tako. Ako se nakon nekog trenutka u geološkoj prošlosti fosil više ne pojavljuje vjerojatno je došlo do izumiranja vrste, a mogući uzrok je i migracija populacije na neko novo područje (Prothero 1989). Nalazi su vrlo rijetko cjeloviti pa se prikupljenim materijalima mora pristupiti kao slagalici koju treba posložiti tako da dobijemo što kompletniju sliku.

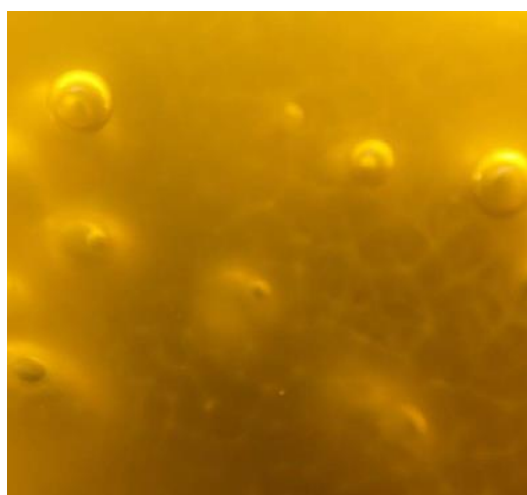
Cilj ovog rada je predstaviti neke od paleontoloških dokaza evolucije, uzorke koji opisuju značajne korake u evoluciji ili govore o mogućim evolucijskim putevima života na Zemlji. Predstaviti će se dokazi za moguće najstarije oblike života i pratiti pojava svojstava kroz geološku povijest koja su oblikovala floru i faunu kakve ih vidimo danas.

## 2. PRVI FOSILI

Trenutno najstariji otkriveni fosili nađeni su u Pilbara Cratonu, Zapadna Australija. Proučavane su stijene stare 3,5 milijardi godina, točnije gejzerit, koji se formira isključivo oko gejzira i vrućih izvora. Iako se smatralo da gejzerit nastaje abiotski, otkriveno je da mikrostrukturno formiranje može biti pod utjecajem biofilmova koji djeluju kao supstrat za taloženje silicija. U stijenu su uklopljene brojne kružne strukture ispunjene kvarcem i baritom te obrubljene kristalima anatasa koji se je kristalizirao prema središtu mjehurića. Kvarc i barit prolaze kroz anatas što znači da se je on formirao prvi. Strukture su interpretirane kao mjehurići zraka (Slika 1.). Zarobljeni mjehurići, biogeni i abiogeni, podložni su deformaciji uzrokovanoj litologijom stijena u kojima se nalaze. No ovi mjehurići su odlično sačuvani što znači da su rasli unutar elastičnog medija koji ih je i zarobio prije nego što su mogli doći na površinu i prsnuti. Jedini takav poznat medij kojeg nalazimo oko vrućih izvora je EPS (*exopolymeric substance*). Nastaje iz mikrobioloških biofilmova, omogućuje zarobljavanje mjehurića zraka (Slika 2.) i očuvanje njihove strukture te dozvoljava kristalizaciju anatasa prema središtu mjehurića. Postoji još jedna vrsta mjehurića koja također može zadržati oblik putem kristalizacije kalcitom, ali kod njih se kristalizacija događa prema van što proturječi nalazima u Pilbara Cratonu. Mjehurići su morali biti zarobljeni u mikrobiološkom EPS-u nastalom prije 3.5 milijardi godina i to je najstariji otkriven dokaz pojave života na kopnu (Djokic i sur. 2017).



**Slika 1.** Fosilizirani mjehurići zraka, uzorak prikupljen u Pilbara Cratonu. B-barit, Qz-kvarc. Prilagođeno i preuzeto iz Djokic i sur. 2017.



**Slika 2.** Mjehurići zarobljeni u modernom EPS-u. Prilagođeno i preuzeto iz Djokic i sur. 2017.

Nalazak materijala starijeg od 3,5 milijardi godina znatno je otežan iz razloga što se najstarijim stijenama procjenjuje starost na 4 milijarde godina i njih je vrlo malo tako da je teško naći dokaze za rane oblike života. Nađeni su cirkoni stari i do 4,4 milijardi godina, koji u sebi imaju očuvane inkluzije grafita. S obzirom na omjere izotopa ugljika u uzorku starosti 4,1 milijardi godina postoji mogućnost da je taj grafit biogenog podrijetla što bi bio dokaz da je život na Zemlji nastao prije 4,1 milijarde godina (Bell i sur. 2015).

### 3. EDIACARA BIOTA

O ranim oblicima života zna se vrlo malo. Nisu imali izdržljive strukture koje su se mogle fosilizirati, poput kosti ili ljuštura tako da ne nalazimo fosilizirane jedinke po kojima bismo imali detaljniji uvid u njihovu građu. Međutim, na brežuljcima Ediacara u južnoj Australiji, pronađene su fosilizirane rupe i neobični otisci u kamenu nastali u kasnom proterozoiku. Otisci pripadaju skupini relativno velikih organizmima mekog tijela bez skeleta prozvanog "Ediacara biota" (Prothero, 1989). Kasnije su pronađeni u cijelom svijetu, osim na Antarktiku. Najstariji uzorak pronađen je u Kanadi i starost mu se procjenjuje na 600 milijuna godina. Na otisku se vidi da je organizam bio građen od malih prstena i diskova koje nalazimo na najjednostavnijim oblicima Ediacara biote. Pronađene fosilizirane rupe ukazuju na to da su jedinke bile mobilne i vjerojatno imale nekakvu senzornu regiju (glavu). Ihnofosili, tragovi aktivnosti životinja sačuvani u stijenama, nam govore da se radi o bilateralnim organizmima (Narbonne, 1998). Nije neobično naći organizme bez skeleta, većina modernih beskralježnjaka nema kostur, no ono što je iznenađujuće ovdje je nagli porast u veličini jedinki. Globalni porast razine kisika je vjerojatno omogućio razvoj životinja na makroskopske veličine (Levinton, 2001). Pronađeni su oblici veliki svega nekoliko centimetara pa sve do 1 metra (Narbonne, 1998).

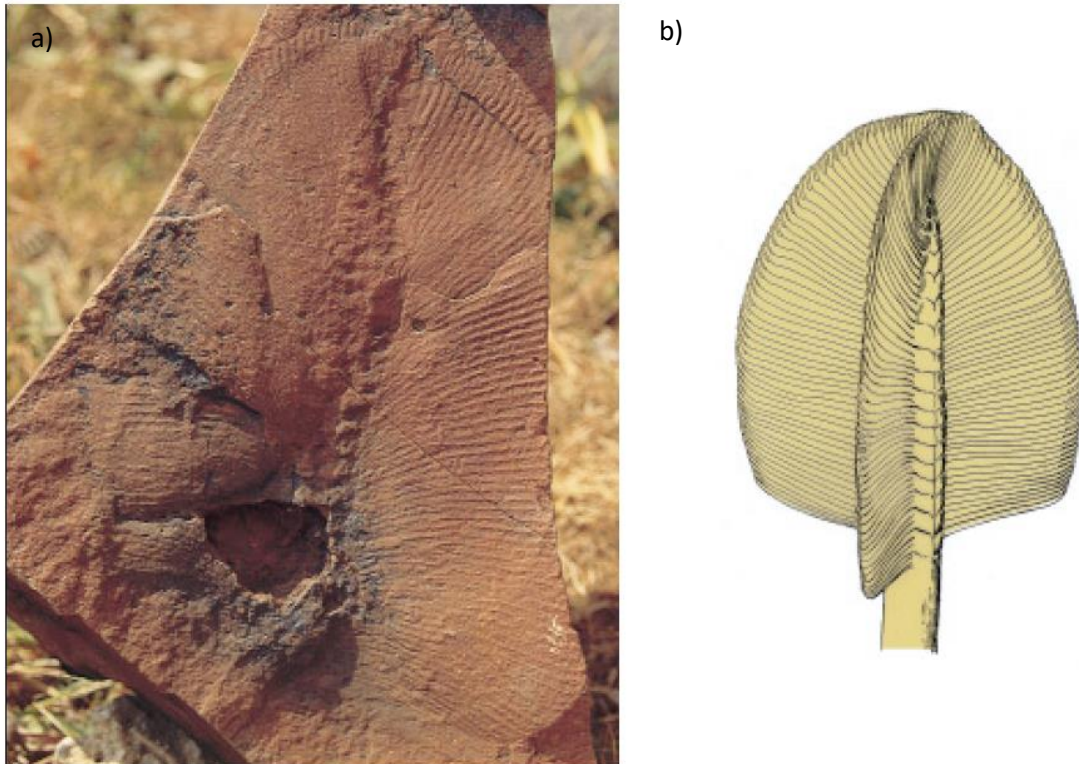
Fosili Ediacare dijele mnoge sličnosti sa modernim meduzama, koraljima i kolutičavcima, pa se smatralo da Ediacara biota predstavlja direktne pretke današnjih životinja. Danas je široko prihvaćena teorija da se radi o "slijepoj ulici" evolucije. Paleontolog Adolf Seilacher smatrao je da bi ih trebali svrstati u novo kraljevstvo "Vendozoa", koje bi se sastojalo od organizama bez usta i želuca i koji su energiju dobivali razgradnjom organske tvari ili pomoću fotosintetskih ili kemosintetskih simbionata. Takva je klasifikacija bila odbačena te se

organizmi Ediacara biote smatraju životinjama (Narbonne, 1998). Nije potvrđeno jesu li zapravo prave životinje, predstavljena je i mogućnost da su bili intermedijeri između biljaka i životinja (Pflug, 1973). Cijeli koncept Ediacara biote je zapravo umjetan s obzirom da se skupina ne može definirati geografski, stratigrafski, tafonomski ili biološki (MacGabhann, 2013).



**Slika 3.** Fosilizirane rupe nastale u kasnom proterozoiku, sjeverozapadna Kanada. Preuzeto i prilagođeno iz Narbonne, 1998.

Pojava Ediacare biote predstavlja prekretnicu u evoluciji života na Zemlji. Ranije u proterozoiku pojavljuju se samo mikrobiološki oblici, naročito oni nalik stromatolitima, dok se nestankom Ediacara biote početkom kambrija pojavljuju oblici koji počinju koristiti minerale iz okoline kako bi sagradili čvrste ljuštore. Fosili Ediacare biote ne daju nam odgovore o pojavi recentnih životinja, moguće je da su mikroskopske životinje evoluirale i prije pojave Ediacarske faune, ali za sada se točni vremenski odnosi ne mogu ustvrditi (Narbonne, 1998).



**Slika 4.** Fotografija (a) i skicirana rekonstrukcija (b) holotipa vrste *Swartpuntia germsi*, Namibia. Radi jednostavnosti na skici su prikazana 3 presjeka, a ne cijeli organizam. Preuzeto i prilagođeno iz Narbonne, 1998.

## 4. EVOLUCIJA BILJAKA

### 4.1. Rana evolucija biljaka

Dominacija nad planetom u prvih 2 milijarde godina pripada bakterijama koje su mogle vršiti fotosintezu, a tek kasnije se pojavljuju organizmi koji konzumiraju organski materijal za izvor energije. Atmosfera planeta Zemlje u početku nije sadržavala slobodni kisik te u prvih 3 milijarde godina animalni život nije mogao biti održan. U zadnjih 2 milijarde godina, fotosintetske bakterije i alge stvaraju slobodni kisik dok se napokon nije akumulirao u oceanima i atmosferi (Prothero, 1989).

Fosiliziranih ranih oblika biljaka nema, njihova mikroskopska veličina i nedostatak čvrstih komponenti znatno su otežali proces fosilizacije. Stanice su mogle biti očuvane tek nakon pojave impregnacije silicijem ili općenito nakon što su organizmi razvili nekakav oblik zaštite ili potpore od silicija ili kalcijevog karbonata koji su se mogli fosilizirati. Tijekom

proterozoika flora je bila sačinjena od jednostaničnih zelenih i smeđih algi, no počinju se javljati i kompleksniji oblici (Stearn i sur. 1989). Vendotaenidi su najstarije fosilizirane višestanične smeđe alge (Tewari, 1999), a smatra se da su mogli biti i sulfid-reducirajuće bakterije (Vidal, 1989). Nađene su mnoge vrste Vendotaenida, većinom su bili duguljasti i linearni. Eukariotske alge nastanjivale su obalna područja dok su prokariotski oblici nastanjivali bentos čineći mikrobiološke podloge. Stromatoliti su se razvili na tim podlogama i formirali velike nakupine u kasnom proterozoiku (Tewari, 1999).

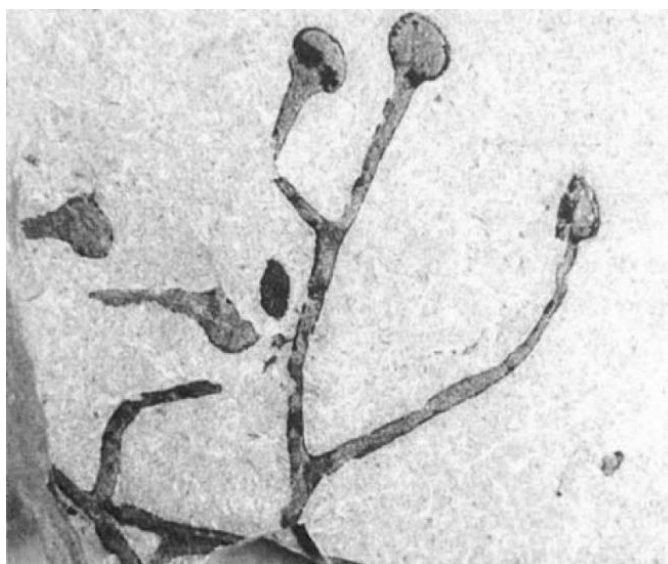
S obzirom da je svaka stanica algi u kontaktu s vodom, one ne trebaju sustave za održavanje vlage ili izmjenu metaboličkih plinova. Kako bi prešle na kopno, biljke su morale razviti sustave za prikupljanje vode i nutrijenata iz zemlje. Prve biljke na kopnu morale su imati voštani pokrov za zadržavanje vlage i razvile su otvore u staničnoj stijenci radi izmjene plinova. Također su morale razviti čvršće stanice koje bi pridržavale biljku iznad tla (Stearn i sur. 1989). Najraniji oblici činili su pokrov nad zemljom, što je otkriveno analizom karboniziranih ostataka. Najstariji fosili biljaka nastali su tokom kasnog ordovicija, a prve Polysporangiophyta javljaju se u srednjem siluru. Vaskularne biljke razvijaju se u kasnom siluru i ranom devonu. Prvi fosilni dokaz kopnenih biljaka su kriptospore biljaka koje sliče današnjim jetrenjarkama. Spore su vrlo izdržljive strukture tako da se lagano fosiliziraju. Makrofosili nisu nađeni s obzirom da rane biljke nisu imale otporne strukture, osim spora. Fragmenti kutikule i tubularni elementi javljaju se u fosilnim zapisima nastalim u siluru. Tubuli su vrlo glatki i imaju zadebljanja izvana ili iznutra, moguće je da predstavljaju rani provodni sustav biljaka (Gensel, 2008).

#### 4.2. Prve prave biljke

Najjednostavnije biljke bile su mali, zeleni, simetrično razgranjeni štapići koji su pri vrhu imali sporangije. Najpoznatiji fosilizirani primjer je *Cooksonia* (Slika 5.), niska biljka (15-20 cm) sa vrlo malo provodnih stanica smještenih u sredini stabljike. Točni evolucijski odnosi ranih biljaka sa recentnim nisu poznati radi jednostavnosti početnih oblika. Toliko su jednostavni da ne posjeduju bitne karakteristike po kojima bi ih mogli svrstati u skupine (Prothero, 1989). *Cooksonia* je imala vrlo jednostavan korijenski sustav, glatku stabljiku i nije imala nikakve strukture osim sporangija, pa čak ni jednostavno lišće. Početkom devona, biljke poprimaju sve kompleksnije strukture te nalazimo rane predstavnike nekih skupina. Psilophyton je jedna od prvih devonskih skupina biljaka nađena u fosilnom zapisu, imali su



središnju stabljiku iz koje su izlazile grane na čijim vrhovima su se nalazili sporangiji (Stearn i sur. 1989). Na otoku Bathurst pronađen je uzorak sa lateralno smještenim sporangijima, kompaktno posloženi jedan do drugog čineći strobilus. Kroz devon se javljaju bitne karakteristike recentnih biljaka, razvijeni korijenski sustav (*zosterophyllopsida* i *lycopsida*), lišće (*lycopsida*), sjemenka i visok rast (Gensel, 2008).



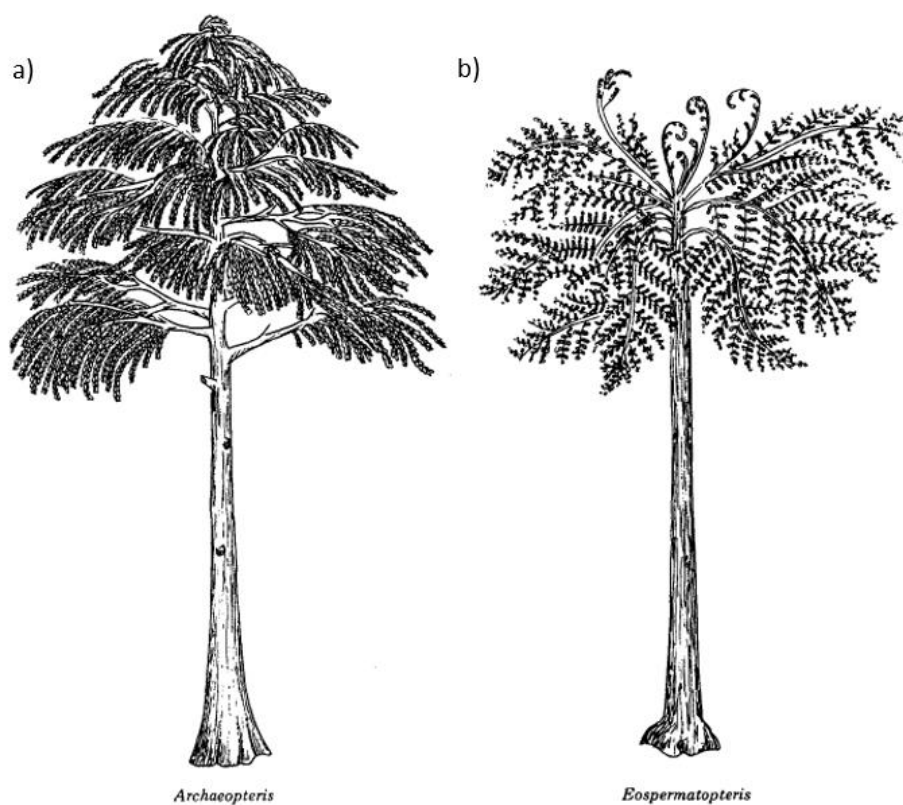
**Slika 5.** Fosil *Cooksonia celadonica*, južna Bolivija.  
Preuzeto i prilagođeno iz Morel, 1995.

#### 4.3. Drvenaste biljke i pojava ploda

Evolucija drveća u veličine recentnih stabala koja rastu zajedno, formirajući šume, fundamentalno su promijenili kopneni ekosustav. Najstarije drveće pojavljuje se prije 380 milijuna godina. U Gilboi, New York, 1870-te godine, nađeni su fosilizirani panjevi, još ukorijenjeni i u poziciji u kakvoj su bili kada su rasli. Nazvani su "*Eospermatopteris*" i predstavljaju najstariju šumu planeta Zemlje. U okrugu Schoharie, New York, nađene su krošnje koje pripadaju deblu *Eospermatopterisa* i omogućuju rekonstrukciju izgleda stabla (Slika 6.). Bili su visoki barem 8 metara i sličili su na paprati, a deblo je nosilo uzdužno posložene grane (Slika 7.b) (Stein i sur. 2007). Još jedan od poznatijih primjera devonskih stabala je *Archaeopteris*, za kojeg se je smatralo da je predak četinjača. Drvo liči na ono kod četinjača, ali iglice nisu mogle nastati od tek kasnije otkrivenog lišća koje nalikuje lišću paprati (Slika 7.a) (Stearn i sur. 1989). Deblo je već vrlo razvijeno, pojavljuju se sekundarni provodni elementi i godovi, ali se biljka i dalje razmnožava sporama (Prothero, 1989).



**Slika 6.** Fosilizirana krošnja *Eospermatopterisa*, New York.  
Preuzeto i prilagođeno iz Stein i sur. 2007

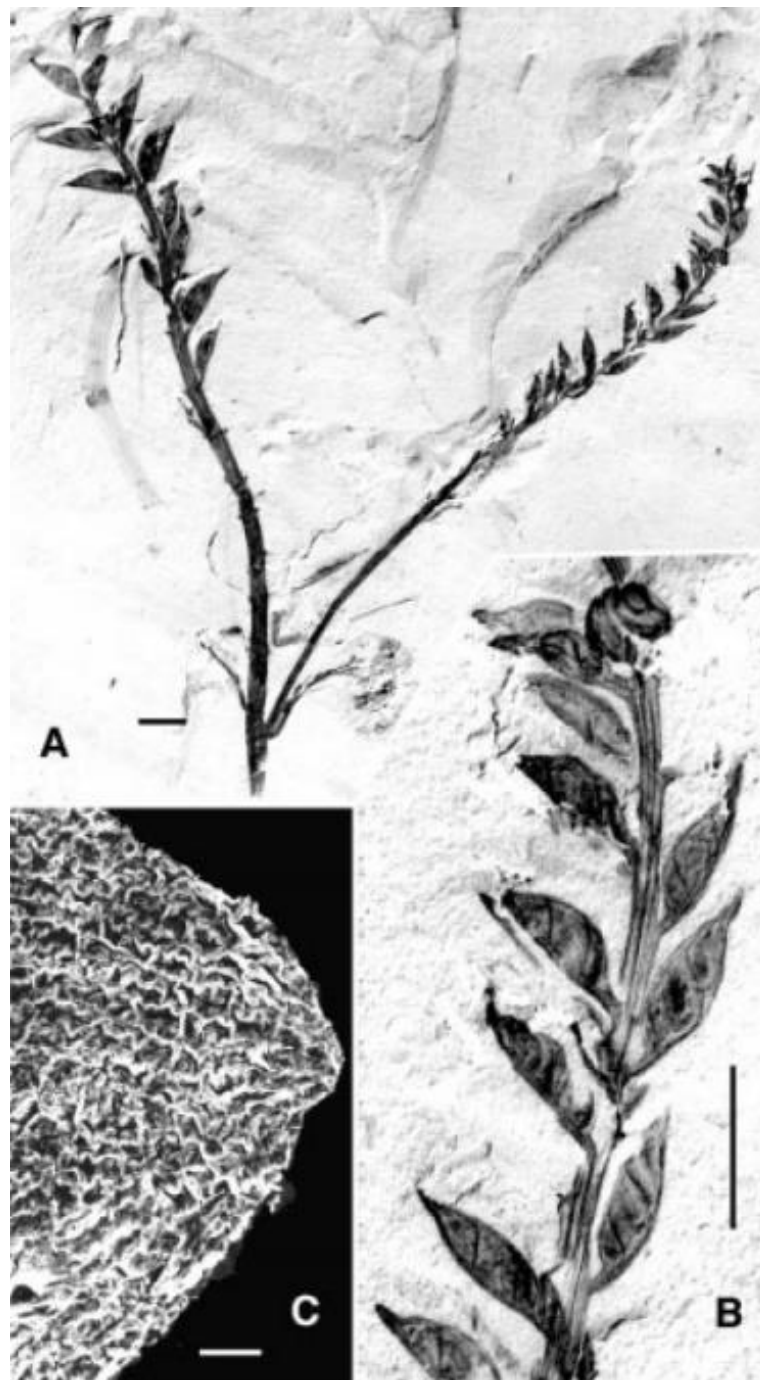


**Slika 7.** Rekonstrukcija *Archeopterisa* (a) i *Eospermatopterisa* (b).  
Preuzeto i prilagođeno iz Stearn i sur. 1989.

Najznačajniji događaj u evoluciji biljaka vjerojatno je bio pojava sjemenke. Sjemenka je omogućila razmnožavanje neovisno o vodi te postojanje dormancije što je bilo kritično svojstvo za preživljavanje i adaptaciju na klimatske promjene. Prve biljke sa sjemenkom pojavljuju se u kasnom devonu, prije 370 milijuna godina. Nastaju iz parafiletske skupine nazvane "*Progymnosperms*". Na fosilima jedinki ove skupine vidljive su vegetativne strukture tipične za biljke sa sjemenkom, ali same sjemenke nisu nađene. Prve pronađene fosilizirane sjemenke pripadale su jednoj monofiletskoj skupini paprati. Dugačke su nekoliko milimetara do centimetar i u nekim slučajevima su bile očuvane i strukture embrija (Linkies i sur. 2010). Predačka skupina modernih cvjetnica nije poznata, ali među ostalim prijedlozima to mogu biti i paprati sa sjemenkom. Prijelazni oblici nisu bili nađeni u fosilnom zapisu tako da se ne mogu povući poveznice među skupinama. Nagli uspjeh biljaka sa sjemenkom pripisuje se njihovoj efikasnoj fiziologiji, adaptivnosti na vanjske uvjete i efikasnoj reprodukciji uzrokovanoj pojavom cvijeta. Pojava kritosjemenjača vjerojatno je rezultat kombinacije ovih faktora (Stearn i sur. 1989).

Kritosjemenjače se pojavljuju u kasnoj juri, prije 160 milijuna godina. Nađeni su razni fosili iz razdoblja trijasa i jure koji bi mogli predstavljati kritosjemenjače, ali ni jedan nije definitivni dokaz da se radi o toj skupini. Zaključci se baziraju na fosiliziranoj peludi, lišću i deblima sa provodnim sustavom, međutim ni jedno od ovih svojstava nije karakteristika specifična za kritosjemenjače. Jedinstvena karakteristika kritosjemenjača je da su sjemeni zameci u potpunosti obavijeni plodnim listovima. Na području Liaoning, Kina, pronađena je fosilizirana biljka koja na granama nosi plodove, *Archaeofructus* (Slika 8.A). Starost se procjenjuje na kasnu juru. Plodovi su raspoređeni zavojito oko osi stabljike, udaljeni jedan od drugog i rastu na kratkoj stapki (Slika 8.B). Biljka je interpretirana kao kritosjemenjača na bazi činjenice da su se sjemenke mogle odvojiti od ploda (Slika 8.C) koji ih je u potpunosti obavijao. Organi koji nose pelud nisu nađeni u prikupljenim fosilima, kao ni sama pelud. Na fosilnom nalazu se još mogu raspoznati mogući pricvjetni listovi, vjerojatno obojani ili ukrašeni kako bi privukli insekte radi polinacije. S obzirom na listastu strukturu plodnih stapki, zavojito raspoređene plodove i pricvjetne listove, *Archaeofructus* kao pretka vjerojatno ima paprat koja je imala sjemenke. U srednjoj i kasnoj kredi dolazi do ogromnog povećanja u raznolikosti kritosjemenjača, što je vidljivo iz fosilnog zapisa. Većina nađenih fosila predstavlja evolucijske nizove prema modernim kritosjemenjačama. Iako se mislilo da su se kritosjemenjače razvile u tropskim predjelima, pronalazak *Archaeofructusa* sugerira da se rana diverzifikacija dogodila

na području Kine. Slični fosili nađeni su i u Rusiji, tako da kritosjemenjače vjerojatno potječu iz Azije (Sun i sur. 1998).



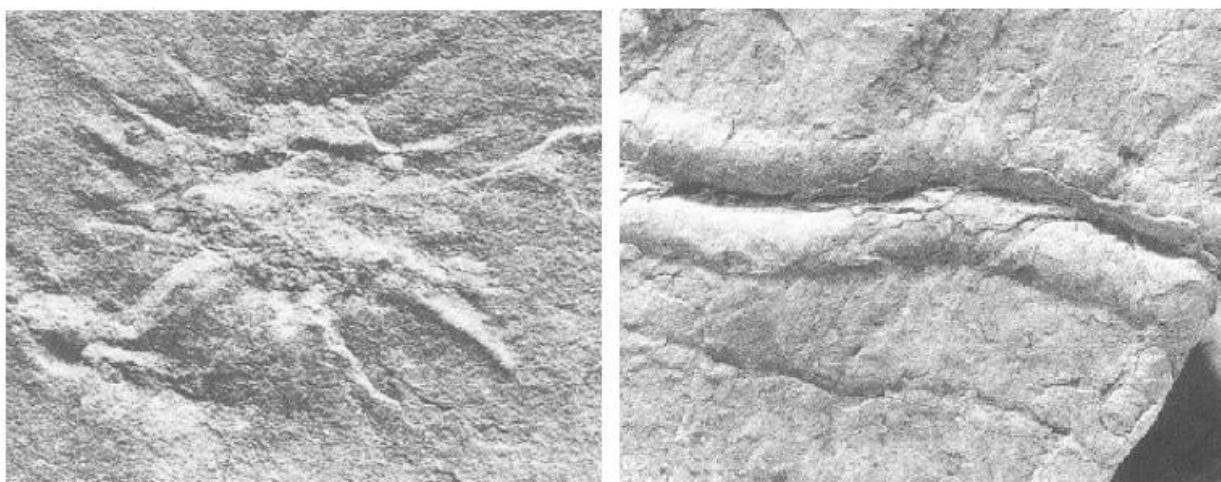
**Slika 8.** *Archaeofructus liaoningensis*. (A) holotip, (B) uvećani prikaz, (C) odstranjena sjemenka. Preuzeto iz Sun i sur. 1998.

## 5. EVOLUCIJA ŽIVOTINJA

### 5.1. Kambrijska eksplozija

Kambrijska eksplozija dobila je ime prema vrlo nagloj (geološki gledano) pojavi velikog broja višestaničnih oblika života koje nalazimo i danas. Započela je prije 540 milijuna godina, a trajala oko 60 milijuna godina. Moguće je da su sve recentne filogenetičke linije pojavile do kraja kambrijske eksplozije. Interpretacije podataka dobivenih iz fosila bile su razne. Eksplozija je možda imala malu biološku važnost zato što su se svi bitni evolucijski događaji mogli dogoditi mnogo ranije, a možda je bila riječ o velikoj evolucijskoj epizodi u uspostavljanju biosfere fanerozoika (Valentine i sur. 1999). Paleontolog i kozmolog Preston Cloud pretpostavlja da je kambrijsku eksploziju uzrokovalo povećanje razine atmosferskog kisika. U stijenama starim 1,8 milijardi godina pronađeni su dokazi za pojavu atmosferskog kisika tako da se možda tada počeo nakupljati. Početkom kambrija razina kisika dosegla bi razinu potrebnu za razvoj kompleksnijih organizama (Levinton, 2001).

U istočnom Yunnanu, Kina, nađeni su razni ihnofosili po kojima se primjećuje trend u povećanju raznolikosti i kompleksnosti početkom kambrija, razne rupe, zvjezdasti tragovi i izbočeni tragovi u dva reda (Slika 9.). Nađeni su i tragovi artropoda koji su evoluirali u kambriju te fosilizirani egzoskeleti trilobita. Egzoskelet trilobita se vrlo lagano fosilizira zbog svojeg mineraliziranog sastava, pa se zbog toga često nalaze. Artropodi su bili dominantna skupina u ranom kambriju, a u fosilnom zapisu nađene su razne ogrebotine koje su uzrokovali svojim kretanjem (plivanje, skakanje i hodanje) (Zhu, 1997). Nađena je i velika grupa enigmatičnih školjkastih fosila, konusni oblici poznati kao conularidi te bilateralni fosili koji sadrže radijalne udubine, moguće ožiljci mišića (Levinton, 2001).



**Slika 9.** Zvjezdasti tragovi i izbočeni tragovi nađeni u formaciji Shiyantou. Preuzeto i prilagođeno iz Zhu, 1997.



Početak kambrija, najranijeg razdoblja paleozoika, i fanerozoika definiran je pojavom ihnofosila nazvanog *Treptichnus pedum*. Nađen je u Newfoundlandu i star je oko 543 milijuna godina. *Treptichnus pedum* je fosilizirana rupa koju je iskopao nekakav crvoliki organizam. Nastao je u proterozoiku, a izumro u fanerozoiku. Kroz kambrij veličina organizama naglo raste i postaju sve aktivniji. Pojavljuju se mineralizirani skeleti, najčešće male cjevčice, konusi i skleridi te prvi fosili predaka današnjih bilateralnih organizama (Valentine i sur. 1999).

Istodobna pojava velikog broja organizama zaštićenih ljušturama ili općenito mineraliziranim dijelovima u fosilnom zapisu naziva se Verdunski sindrom. Predstavlja prvu "utrku naoružanja" na Zemlji. Odnos predator – plijen, jedan od najvećih pokretača evolucije, prvi puta se pojavljuje u kambriju, a taj je zaključak izveden iz činjenice da je velik broj skupina vrlo naglo razvio nekakav zaštitni sustav. Predatorstvo je organizme prisililo na dva izbora, ili će se zaštititi ukopavanjem, ili će razviti svoj vlastiti obrambeni sustav korištenjem minerala iz okoliša. Stvaranje zaštitnih sustava nije uzrokovano geokemijskim prilikama kambrija, skeleti i oklopi sačinjeni od različitih minerala (kalcij, argon, fosfor, silicij) pojavljuju se simultano, a prve zaštitne strukture su zapravo bile aglutinirane cjevčice sagrađene od objekata nađenih u okolišu koje su organizmi sami sljepljivali, dakle tijelo organizma ih nije samo proizvodilo (Dzik, 2007).

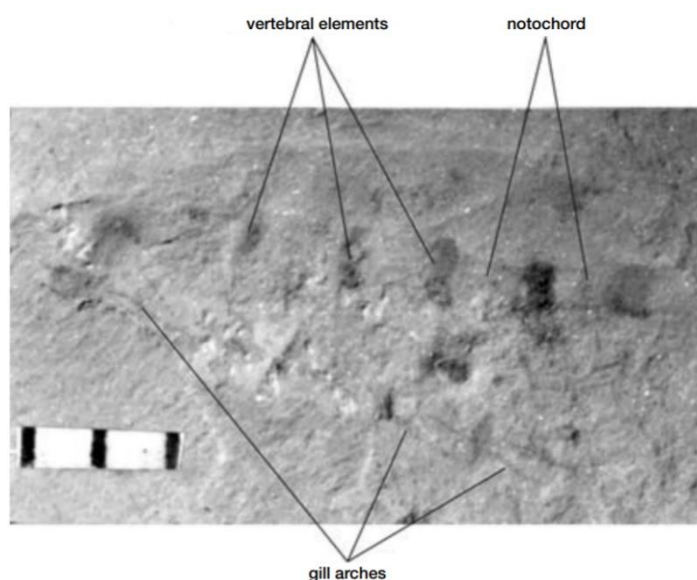
Kao najveći paleontološki nalaz vezan uz beskralježnjake uzima se otkriće Burgess Shalea, stotine životinjskih vrsta sačuvane u obliku ugljičnog filma sa očuvanim mekim dijelovima. Fosilizirani su bili žarnjaci, crvi, rakovi, valjčari i još mnogo skupina koje se nisu mogle klasificirati. Prisustvo velikog broja skupina koje se zakopavaju u morsko dno sugerira da su fosilizirani oblici Burgess Shalea bili plitkovodni organizmi koji su živjeli u fotičkoj zoni zakopani u blato (Levinton, 2001). Nađene su fosilizirane ogrebotine koje sugeriraju da se po prvi put javljaju organizmi koji se hrane rovanjem u sedimentu. U kambriju je sediment bio mnogo mekši nego danas i bogat organskom tvari (Dzik, 2007).

## 5.2. Uspon kralježnjaka

Kralježnjaci su bili zadnja velika skupina metazoa koja se pojavljuje u fosilnom zapisu. Nađeni su fragmenti materijala koji liči na kosti datirani na kasni kambrij, ali najstariji fosili koji nedvojbeno pripadaju kralježnjacima potječu iz srednjeg ordovicija. Preci kralježnjaka su mogle evoluirati mnogo ranije, ali šansa za fosilizaciju je bila vrlo mala dok se nisu napokon pojavili koštani dijelovi. Zbog nedostatka fosilnog zapisa ranih kralježnjaka i njihovih predaka,

da bi smo odredili njihov odnos sa ostalim skupinama životinja moramo promatrati specifične osobine kasnijih riba (Stearn i sur. 1989).

Unatoč maloj šansi fosilizacije, nađeno je nekoliko fosiliziranih vrsta ranih kralježnjaka (Slika 10.). Dali su uvid u moguće evolucijske puteve, ali postoji mnogo nedoumica. Imali su karakteristike današnjih svitkoglavaca, na glavi su imali oči i nosnu šupljinu, mozak koji se nalazio u hrskavičnom zaštitnom tkivu i šest škržnih lukova. Notokord je na sebi imao deset razdvojenih kockastih elemenata, "kralježaka", koji su moguće bili sačinjeni od hrskavičnog tkiva. Na fosilima su vidljivi tragovi struktura koje bi mogle biti srce, želudac i gonade. Najraniji kralježnjaci sa čvrstim elementima pojavili su se u kasnom kambriju. Na fosilima se mikroskopom vide male površinske izbočine, moguće prve ljuske. Ovi fosili su bitni zato što se sastoje od apatita, sastavnog minerala kosti koji se ne pojavljuje kod svitkoglavaca i organizama ranog i srednjeg kambrija (Benton, 2005).



**Slika 10.** *Haikouichthys*, fosil ranog kralježnjaka, uzorak nađen na području Chengjiang, Kina. Označeni su svitak, kralješci i škržni lukovi. Preuzeto i prilagođeno iz Benton, 2005.

Razvoj koštanog skeleta dogodio se nezavisno u nekoliko evolucijskih linija kralježnjaka nakon početnog odvajanja skupina. Prva skupina koja se pojavljuje su bezčeljusnice. Bile su u potpunosti prekrivene koštanim egzoskeletom i imale su male ljuske. U fosilnom zapisu nisu nađeni oblici sa unutrašnjim skeletom, očito su kosti u početku služile za obranu, a tek kasnije za prihvaćanje mišića i potporu. Kost je sačinjena od kalcijevog fosfata tako da je početna uloga mogla biti i skladištenje fosfora, čije koncentracije mogu znatno

fluktuirati u okolišu. Bezčeljusnice su prisutne i danas, ali je došlo do vrlo naglog izumiranja skupine početkom devona (Stearn i sur. 1989).

Pojava čeljusti bio je vrlo bitan trenutak u evoluciji kralježnjaka. Omogućila im je da postanu superpredatori, organizmi na vrhu hranidbenog lanca. Čeljust je bila toliko povoljno svojstvo da je vjerojatno dovela do velikog izumiranja bezčeljusnih oblika koji jednostavno nisu mogli ostati u konkurenciji sa čeljusnicama. Evolucija ostaje nerazriješena zbog nedostatka fosiliziranih prijelaznih oblika (Gai i sur. 2012). Dok su organizmi bez čeljusti mogli samo filtrirati hranu suspendiranu u vodi ili eventualno parazitirati, čeljusnice su mogle grabiti hranu i zubima je usitniti na jestivu veličinu. Evolucija čeljusti je omogućila kralježnjacima da iskorištavaju razne izvore hrane što im je olakšalo naseljavanje raznih okoliša te su postali najveći organizmi mora i kopna (Prothero, 1989).

### 5.3. Terestrijalizacija

Razvitak tetrapodnog načina hoda, odnosno prijelaz s plivanja na hod, bio je ključan korak u evoluciji kopnenih kralježnjaka. Modifikacije udova, odnosno specijalizacija zglobova i struktura koje upravljaju njihovim kretnjama, omogućile su ranim tetrapodima promjenu u načinu kretanja (Pierce i sur. 2014). Najveći problem tijekom prilagodbe za život na kopnu bili su povećana težina i strukturna potpora (Benton, 2005).

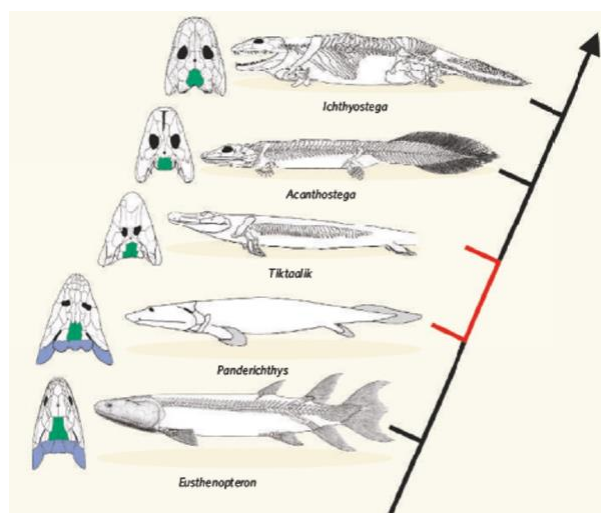
Radikalne promjene oblika tijela nisu bile jedine prepreke koje su rani tetrapodi morali svladati, već je moralo doći i do promjena u receptornim sposobnostima. Prije naseljavanja kopna, preci tetrapoda živjeli su u morskom okruženju gdje vid funkcionira drastično drugačije. Promatranjem serije fosila prijelaznih oblika uočeno je da se veličina očiju gotovo utrostručila prije terestrijalizacije. Simulacijama je pokazano da veličina očiju nije veliki faktor pri gledanju pod vodom, ali gledanjem kroz zrak, veličina optičkog aparata znatno doprinosi kvaliteti vida. Stoga se može zaključiti da se veličina očiju nije mijenjala kao prilagodba na život u vodi nego su prijelazni oblici koristili oči za gledanje kroz zrak dok su još primarno živjeli pod vodom. Životni stil vjerojatno je bio sličan onome kod današnjih krokodila (MacIver i sur. 2017).

S obzirom na sve prepreke, može se činiti iznenađujuće da su kralježnjaci uopće prešli na kopno. Popularna teorija je da su zapravo pokušali pobjeći od bazena koji su se počeli isušivati. Terestrijalizacija se dogodila u devonu, razdoblju kada su bile moguće sezonske suše tako da su se životinje sa priobalnim načinom života mogle naći zarobljene u manjim bazenima.



Hod se je možda razvio ne kako bi se osvojilo kopno, nego kako bi se životinje mogle vratiti u vodu. Ovo objašnjenje nije definitivno, nema mnogo dokaza za sezonske suše i neke od adaptacija ne mogu biti objašnjene u potpunosti. Jednostavnija teorija je da su kralježnjaci prešli na kopno zato što se tamo nalazila bogata zaliha hrane, biljke i kopneni beskralježnjaci (Benton, 2005).

*Tiktaalik rosea* prijelazni je oblik između riba i kopnenih kralježnjaka. Nekoliko fosiliziranih jedinki nađeno je u sedimentu datiranom na kasni devon na otocima Ellesmere, Kanada. Imali su spljošteno tijelo nalik krokodilima, prekriveno koštanim ljuskicama u obliku romba i prsne peraje gotovo preobražene u udove. Peraje imaju unutrašnji skelet, resasto posložen u zrake, dok prstiju još nema. Uz *Tiktaalik* nađeno je još nekoliko prijelaznih oblika koji omogućuju rekonstrukciju evolucijske linije ranih tetrapoda (Slika 11.). U Latviji je otkrivena riba prozvana "*Panderichthys*" sa nekim karakteristikama prvih kopnenih kralježnjaka. Živjela je prije 385 milijuna godina, tijekom srednjeg devona. Na Grenlandu su pronađeni fosili *Ichthyostega* i *Acanthostega* koji se pojavljuju u kasnom devonu, prije 365 milijuna godina. Na fosilima se može uočiti da dolazi do gubitka koštanog pokrova škrge (označeno plavom bojom, Slika 11.), smanjenja veličine tjemene kosti (označeno zelenom bojom, Slika 11.) i postupne promjene oblika lubanje. *Ichthyostega* i *Acanthostega* zadržavaju mnoge karakteristike riba poput ribljeg repa i peraja te su najraniji pronađeni primjeri kralježnjaka sa prstima. (Ahlber i sur. 2006).

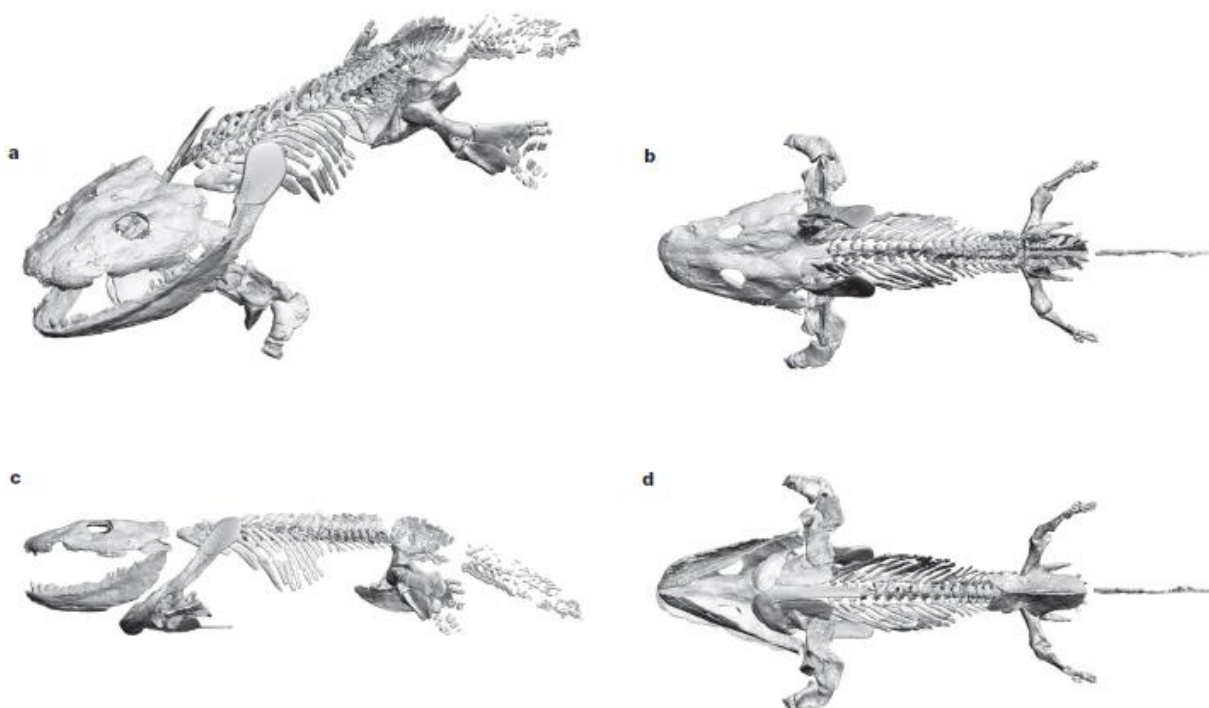


**Slika 11.** Rekonstrukcija evolucijske linije ranih tetrapoda i prikaz morfoloških promjena lubanje. Preuzeto iz Ahlber i sur. 2006.

*Ichthyostega* je najbolje istražen devonski tetrapod. Na temelju nekoliko fosilnih primjeraka kompjutorski je rekonstruiran 3D model skeleta (Slika 13.) u svrhu promatranja evolucije načina kretanja uz pomoć morfološki sličnih modernih organizama. Rekonstrukcija je pokazala da građa *Ichthyostege* nije dozvoljavala tipičan tetrapodni hod. Nedostajala je sposobnost rotacije udova na način da bi se tijelo uzdignulo sa zemlje i udovi naizmjenično pomicali. Rotacija peraja oko longitudinalne osi postojala je kod tetrapodomorfnih riba tako da su rani tetrapodi ili evoluirali kroz inicijalnu fazu ograničene mobilnosti ramena i kuka ili je *Ichthyostega* bila jedinstvena u tom pogledu. Rani tetrapodi vjerojatno nisu odgovorni za najstarije nađene fosilizirane tragove hoda (Pierce, 2012). Prvi fosilizirani tragovi tetrapoda (Slika 12.), nađeni u Poljskoj, nastali su u ranom ili srednjem devonu, milijunima godina prije najstarijeg nađenog fosiliziranog kopnenog kralježnjaka. Postoji mogućnost da se terestrijalizacija dogodila mnogo ranije nego što se prije pretpostavljalo, a ta činjenica se ne može dokazati radi nedostatka ikakvog oblika fosilnog dokaza kao i postojanja mogućnosti da je paleontološka interpretacija neđenih fosila jednostavno kriva (Walker, 2010.)



**Slika 12.** Fosilizirani tragovi hoda nađeni u Poljskoj.  
Preuzeto iz Walker, 2010.



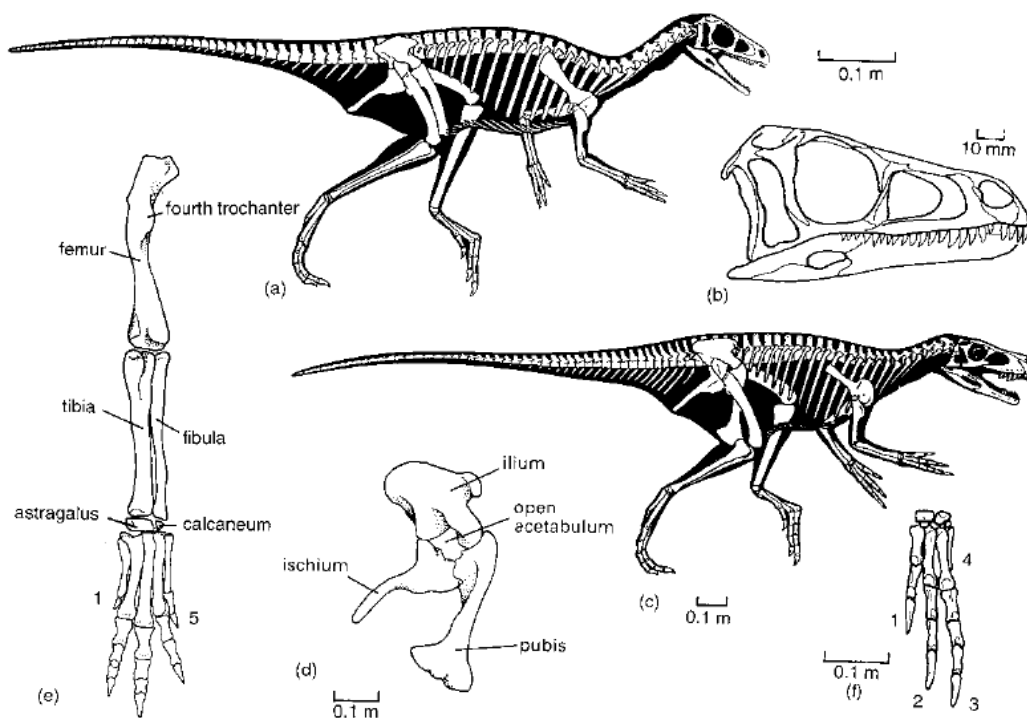
**Slika 13.** Trodimenzionalna rekonstrukcija skeleta *Ichthyostege*. a) anterolateralna strana b) dorzalna strana c) lateralna strana d) ventralna strana. Preuzeto i prilagođeno iz Pierce i sur. 2012.

#### 5.4. Evolucija kopnenih kralježnjaka

Od prijelaznih oblika kopnenih kralježnjaka kasnog devona nadalje, kroz karbon, tetrapodi prolaze kroz visok stupanj diverzifikacije i tradicionalno se zovu vodozemci. Uporaba riječi je parafiletska s obzirom da nisu svi tetrapodi amnioti, a većina fosiliziranih "vodozemaca" je bliža današnjim amniotima. Grupe koje su očito predake današnjim vodozemcima mogu se tako zvati u monofiletskom smislu. Vodozemci su uspješno naselili kopno, ali i dalje su ostali ovisni o vodi kako bi se mogli razmnožavati. Liježu jaja, bez otpornih dijelova za obranu, podložna isušivanju. Pojava amniotskog jaja pružila je tetrapodima veliku prednost pri zauzimanju novih vrsta staništa. Takva jaja su mnogo veća te imaju čvrstu ljusku koja ih štiti od isušivanja. Iako je vrlo otporna struktura, teško se fosilizira i još rjeđe se nalazi zajedno sa organizmom koje je snijelo to jaje. Fosilizirani amnioti se nalaze od ranog karbona, ali najstarija nađena fosilna jaja nastala su u permu. *Westlothiana* i *Hylonomus* se smatraju reprezentativnim vrstama ranih amniota. Jedinke *Hylonomusa* nađene su fosilizirane unutar šupljih debela u Jogginsu, Nova Scotia. Živjeli su u srednjem karbonu te su vjerojatno lovili i živjeli oko i unutar stabala u kojima su nađeni. Bili su građeni poput vitkih guštera, imali su

duge udove i vrlo izduženo tijelo i rep. Glava im je bila relativno mala sa vrlo efikasnim mišićima čeljusti za hvatanje insekata (Prothero, 1989).

U svakodnevnom životu, kada se spomene riječ fosil, prva asocijacija su vjerojatno dinosauri. Pojavljuju se u trijasi i u fosilnim nalazima otkriveno je preko 700 rodova. Skupina je dominantna u juri, razdoblju kada se pojavljuje većina fosilnih dokaza. Dinosauri trijasa su većinom bili bipedalne životinje nižeg rasta. Taksonomski, možemo ih podijeliti u tri skupine: Theropoda, Sauropodomorpha i Ornithischia. Među najstarijim fosilima najpoznatiji su *Herrerasaurus ischigualastensis* (Slika 14.c), *Pisanosaurus mertii*, *Eoraptor lunensis* (Slika 14.a), i *Panphagia protos*, nađeni u formaciji Ischigualasto u Argentini te *Staurikosaurus pricei* i *Saturnalia tupiniquim* nađeni u formaciji Santa Maria u Brazilu. Starost im se procjenjuje na 230 milijuna godina. Identifikacija fosila otežana je nedostatkom kompletnih skeleta, ne mogu se detektirati apomorfije ranih dinosaura tako da se teže svrstavaju u skupine. Karakteristike zdjeličnog pojasa i udova glavni su kriterij identifikacije. Dinosauri su evoluirali od potpuno bipedalnih predaka koji su se hranili drugim životinjama ili su možda bili omnivori. Analizom morfologije zubi zaključeno je da su sve kasnije velike skupine dinosaura nezavisno razvile svoje dentalne karakteristike, ovisno o prehrani (Langer, 2009).



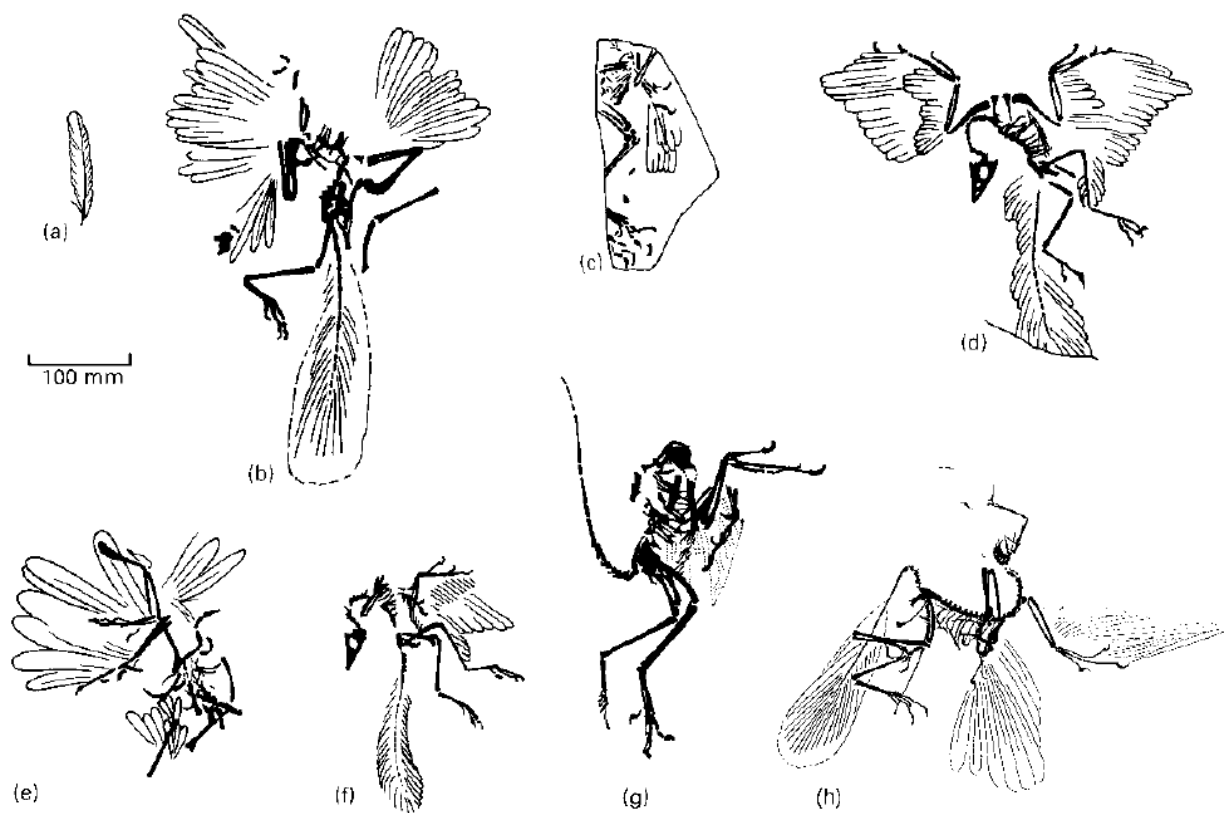
**Slika 14.** Rekonstrukcija skeleta i detaljan prikaz pojedinih dijelova kostura prvih dinosaura. a) *Eoraptor* b) lubanja *Eoraptora* c) *Herrerasaurus* d) zdjelični pojas *Herrerasaurusa* e) noga *Herrerasaurusa* f) prsti *Herrerasaurusa*. Preuzeto iz Benton, 2005.

Dinosauri su vladali planetom idućih 165 milijuna godina, sve do masovnog izumiranja na kraju krede prije 65 milijuna godina. Tokom jure i krede razvili su se u masovne biljojede, male i velike mesoždere te su se "naoružali" raznim oblicima koštanih ploča, rogova, oklopa, pa čak i "toljaga". Neki su ponovno naselili oceane, a pojavljuju se i prvi leteći kralježnjaci, pterosauri. Nađen je fosil pterosauru u Brazilu koji sadrži kožu i dlake sačuvane u odličnom stanju (Slika 15.). Membrana krila bila je debela oko 1 milimetar i sačinjena od nekoliko slojeva tkiva. Dlake su se nalazile na dijelovima tijela koji nisu služili za letenje. Posjedovanje dlaka sugerira da su pterosauri razvili endotermiju s obzirom da samo endotermne životinje imaju vanjsku izolaciju, a to svojstvo im je omogućilo održavanje metaboličkih procesa potrebnih za let (Benton, 2005). Pterosauri se često nazivaju i "leteći dinosauri", što je krivo korišten pojam. Termin "dinosaur" ograničen je na samo one vrste koje su potomci zadnjeg zajedničkog pretka skupina Saurischia i Ornithischia, što uključuje i današnje ptice (Benton i sur. 2004). Ispravan izraz za pterosauru bio bi leteći gmaz.



**Slika 15.** Fosil pterosauru sa očuvanim fragmentima kože i dlakama. Preuzeto i prilagođeno iz Benton, 2005.

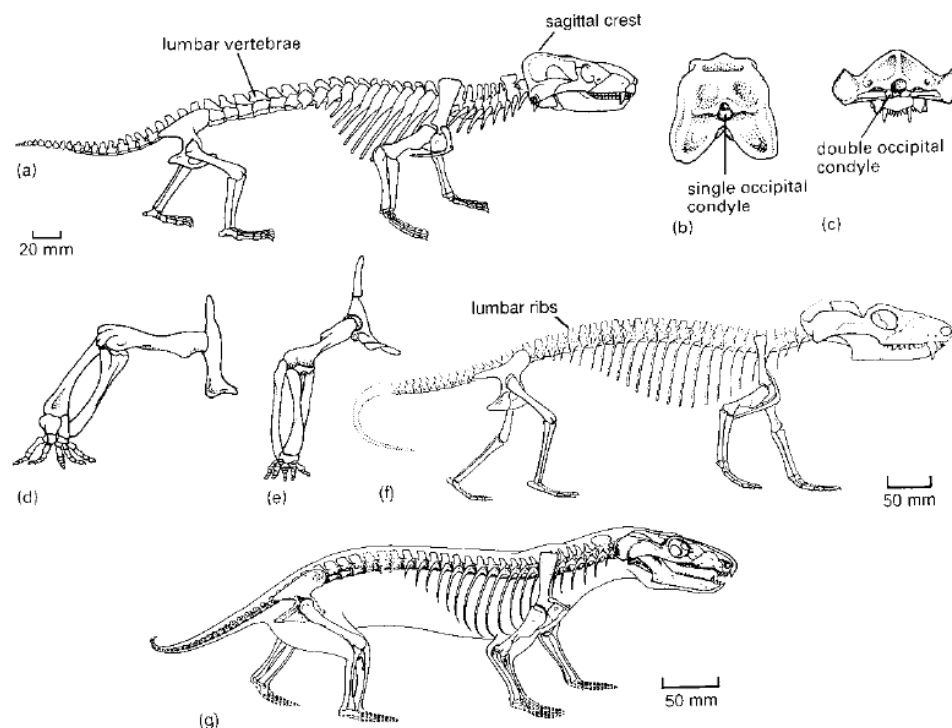
Vjerojatno jedna od najpoznatijih fosiliziranih vrsta ikad nađena je *Archaeopteryx*, otkrivena 1860. godine u Berlinu (Slika 16.a). Ovo je možda najljepši primjer evolucije sačuvan u fosilnom zapisu, *Archaeopteryx* je prijelazni oblik između gmazova i ptica te se savršeno vide karakteristike obje skupine. Nađeno je nekoliko fosiliziranih skeleta i otisak perja. Starost se procjenjuje na gornju juru. 1877. godine u Berlinu pronađen je potpun kostur sa vrlo dobro očuvanim perjem krila i repa (Slika 16.d). Može se uočiti dug koštani rep, prednji udovi sa tri odvojena prsta s pandama i čeljust sa ostrim zubima, što su karakteristike gmazova, ali i asimetrično perje, furcula i krila, koja su karakteristike ptica. *Archaeopteryx* je imao vrat u obliku slova S, kao i theropodni dinosauri, koji se fosiliziran uvijek nalazi jako savinut prema nazad zbog kontrakcije vrlo jakih mišića vrata. Unutar vratnog dijela kralježnice, kao i u torakalnim kralješcima i pubisu, nalazili su se prostori sa zrakom što sugerira da su razvili barem dvije od pet zračnih vrećica koje nalazimo kod recentnih ptica. Raspored letnog perja identičan je onome kod modernih ptica, baza od 11-12 perja prekrivena je sa tri reda pokrovnog perja. S obzirom na prisustvo brojnih karakteristika gmazova i ptica, većinski je prihvaćeno da je *Archaeopteryx* bio prva ptica. Usporedbom njegovih fosila sa onim od theropodnih dinosaura može se zaključiti da su moderne ptice nastale od njih (Benton, 2005).



**Slika 16.** Crtež prvih 8 nađenih fosila *Archaeopteryxa*. Nalazište i godina pronalaska: a) Berlin/München 1860 b) London 1861 c) Haarlem 1855 d) Berlin 1877 e) Maxberg 1956; f) Eichstätt 1951 g) Solnhofen 1987 h) München 1992. Preuzeto iz Benton, 2005.



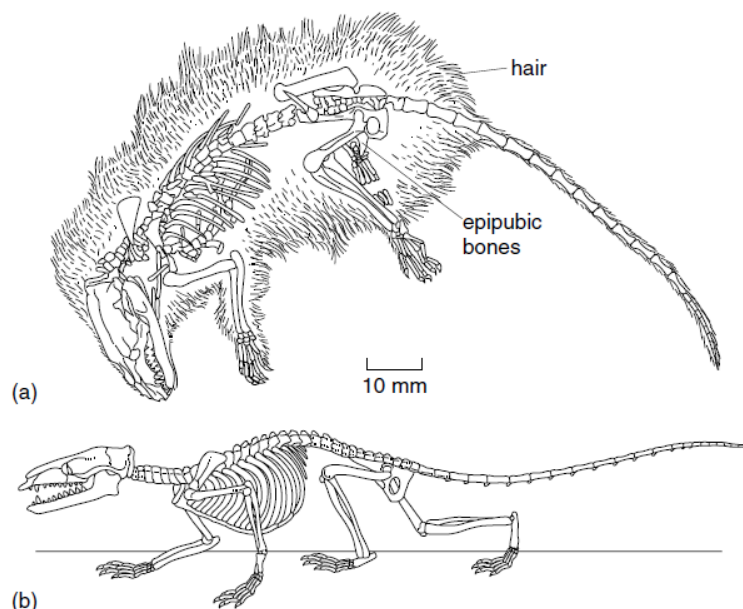
Sisavci, zajedno sa pticama, su najnovija evolucijska linija kralježnjaka. Evoluirali su iz sinpsida, rane skupine gmazova čija je glavna karakteristika bila temporalna fenestra, odnosno otvor sa obje strane lubanje. Skupina se opisuje kao gmazovi koji su ličili sisavcima, unutar 100 milijuna godina morfologija im se značajno mijenjala dok se u kasnom trijasu nisu napokon pojavili prvi primitivni sisavci. Sinapsidi su bili podijeljeni na dva danas izumrla roda gmazova, Pelycosauria i Therapsida. Theriodontia, podskupina therapsida, pokazuju neke karakteristike sisavaca što je vidljivo iz fosilnog zapisa. Podskupina theriodonta iz koje su nastali sisavci bila je Cynodontia (Slika 17.). Potpuni skeleti cynodonata i ranih sisavaca vrlo se rijetko nalaze fosilizirani tako da se analize najčešće provode pomoću kosti lubanje, čeljusti i zubi (Mehlert, 1993).



**Slika 17.** Rekonstrukcija skeleta cynodonta (*Thrinaxodon* i *Probelesodon*) i prikaz evolucije pojedinih dijelova skeleta. Preuzeto i prilagođeno iz Benton, 2005.

Cynodontia se u fosilnom zapisu prvi puta pojavljuju u kasnom permu. Već tada su pokazivali karakteristike sisavaca u regiji obraza i nepca te u donjoj čeljusti. Tijekom trijasa bili su veličine lasice ili psa i hranili su se mesom. Postojali su i neki biljojedni oblici. Fosili prvih cynodonata, *Procynosuchus* i *Dvinia*, nađeni su u južnoj Africi i Njemačkoj, odnosno Rusiji. *Thrinaxodon* (Slika 17.a) je cynodont trijasa nađen u južnoj Africi i na Antarktiku i dijeli mnoge karakteristike sa ranim oblicima, ali pokazuje i do tada neviđena svojstva koje nalazimo u recentnim sisavcima. Ima dvostruke optičke kondile (Slika 17.c), dorzalni kralješci

i rebra podijeljeni su u dva seta, 13 toričkih kralježaka sprijeda i 7 lumbarnih straga koji imaju kratka rebra fuzionirana sa kralješcima te se može uočiti rep koji je dugačak i vitak, poput onog u mačke. *Thrinaxodon* je, za razliku od svojih predaka, stajao više uspravno i stražnji udovi su mu stajali bliže tijelu. Ovakva građa omogućila je lakše disanje pri trčanju, problem sa kojim se rani therapsidi morali suočavati. Stražnji udovi prošli su kroz velike morfološke promjene, kao i kosti kuka (Slika 17.d/e) te je došlo do promjene rasporeda mišića nogu. Glavni retraktor stražnjih udova sada je glutealni mišić, a to je svojstvo koje nije prisutno kod gmazova. Prvi pravi sisavci pojavljuju se u kasnom trijasu. Najstariji nađeni fosili pripadaju rodovima *Adelobasileus* i *Sinoconodon*. Bili su vrlo male životinje, lubanje su im bile dugačke svega 20-30 milimetara i bili su dugački oko 15 cm. Kroz mezozoik glavni način identifikacije fosila i svrstavanja vrsta u skupine je preko kosti čeljusti i zubi. Nađeni su i neki djelomični skeleti koji pokazuju prilagodbe za lov na insekte. Najraznolikiji recentni sisavci, placentalni sisavci, pojavljuju se prije 125 milijuna godina tijekom rane krede što nam govori odlično sačuvan fosil nađen u Kini (Slika 18.a). Jedinka je prozvana "*Eomaia*" ("dawn mother"). Imala je dlake i udove prilagođene penjanju. *Eomaia* je prvi fosilni primjerak skupine sisavaca koji će postići dominaciju nad kopnom. Nakon velikog izumiranja krajem krede, ostavljen je ogroman prostor u kojemu nisu živjeli veliki oblici životinja što je dovelo do brzog razvitka sisavaca i njihove dominacije nad planetom sve do danas (Benton, 2005).



**Slika 18.** Rekonstrukcija fosila *Eomaie* na kojemu se vidi skelet i obris krzna (a) i kompletnog skeleta (b). Preuzeto i prilagođeni iz Benton, 2005.



## 6. ZAKLJUČAK

Paleontološki nalazi ne mogu nam dati cijelu sliku o prošlosti našeg planeta i organizmima koji su na njemu živjeli. Svaki fosil prikazuje djelić povijesti zamrznut u vremenu, a na nama je da povežemo dokaze u smislenu cjelinu. Svaki paleontolog može imati svoju interpretaciju nađenih fosila, uvijek su postojale nesuglasice i kontradiktorna objašnjenja, no oni samo pomažu u uspostavljanju točne vremenske crte geološke prošlosti i evolucijskih linija. Donesene zaključke mora se preispitivati, oni nisu definitivni odgovor na pitanja koja postavljamo, već naše najbolje nagađanje koje se mijenja otkrivanjem novih prijelaznih oblika ili općenito fosilnih dokaza. S vremenom ćemo dobivati sve točniju sliku o našim precima i pomoću raznih vrsta analize uspostavljati sve točnije filogenetičke odnose među vrstama kako bi mogli rekonstruirati stablo života planeta Zemlje.

## 7. LITERATURA

- Bell E.A., Boehnke P., Harrison T.M., Mao W.L., 2015. Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112(47):14518-21
- Benton M.J., 2004. Origin and relationships of Dinosauria. In Weishampel, David B.; Dodson, Peter; Osmólska, Halszka (eds.). *The Dinosauria* (2nd ed.). Berkeley: University of California Press. pp. 7–19.
- Benton M.J., 2005. *Vertebrate Palaeontology*, 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, pp. 38-73.
- Benton M.J., 2005. *Vertebrate Palaeontology*, 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, pp. 74-105.
- Benton M.J., 2005. *Vertebrate Palaeontology*, 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, pp. 187-255.
- Benton M.J., 2005. *Vertebrate Palaeontology*, 3rd ed. Blackwell Science, Oxford, pp. 288-362.
- Ahlberg P.E., Clack J.A., 2006. A firm step from water to land. *Nature* 440(7085):747-9.
- Djokic T., Kranendonk M.J.V., Campbell K.A., Walter M.R., Ward C.R., 2016. Earliest signs of life on land preserved in ca. 3.5 Ga hot spring deposits. *Nature Communications* 8:15263.
- Dzik J., 2007. The Verdun Syndrome: simultaneous origin of protective armour and infaunal shelters at the Precambrian –Cambrian transition. *Geological Society London Special Publications* 286(1):405-414.
- Gai Z.K., Zhu M., 2012. The origin of the vertebrate jaw, Intersection between developmental biology-based model and fossil evidence. *Chin. Sci. Bull.* 57:3819.
- Gensel P.G., 2014. The Earliest Land Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39:459-477.
- Langer M.C., Ezcurra M.D., Bittencourt J.S., Novas F.E., 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 85(1):55-110.
- Levinton J.S., 2001. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*, 2nd ed. Cambridge, New York: Cambridge University Press, pp. 443-494.
- Linkies A., Graeber K., Knight C., Leubner-Metzger G., 2010. The evolution of seeds. *The New phytologist* 186(4):817-31.

- MacGabhann B.A., 2013. There is no such thing as the 'Ediacara Biota'. *Geoscience Frontiers* 5(1):53-62.
- MacIver M.A., Schmitz L., Mugan U., Murphey T.D., Mobley C.D., 2016. Massive increase in visual range preceded the origin of terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 114(12):E2375-E2384.
- Mehlert A.W., 1993. The Origin of Mammals, A Study of Some Important Fossils. *CEN Tech* 7(2):122-139.
- Morel E., Edwards D., Rodriguez M.I., 1995. The first record of Cooksonia from South America in Silurian rocks of Bolivia. *Geol Mag* 132:449-452.
- Narbonne G.M., 1998. The Ediacara Biota: A Terminal Neoproterozoic Experiment in the Evolution of Life. *GSA Today* 8(2):1-6.
- Pflug H.D., 1973. On the Fauna of the Nama Beds in Southwest-Africa. IV. Microscopical Anatomy of the Petalo-Organisms. *Palaeontographica Abteilung A* 144:166-202.
- Pierce S.E., Clack J.A., Hutchinson J.R., 2014. Three-dimensional limb joint mobility in the early tetrapod Ichthyostega. *Nature* 486(7404):523-6.
- Prothero D.R., 2004. Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology, 2nd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, pp. 5-19.
- Prothero D.R., 2004. Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology, 2nd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, pp. 343-417.
- Prothero D.R., 2004. Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology, 2nd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, pp. 419-433.
- Prothero D.R., 2004. Bringing Fossils To Life: An Introduction To Paleobiology, 2nd ed. WCB/McGraw-Hill, Boston, pp. 435-462.
- Stearn C.W., Carroll R.L., 1989. Paleontology: The Record of Life, John Wiley & Sons, New York, pp. 169-183.
- Stearn C.W., Carroll R.L., 1989. Paleontology: The Record of Life, John Wiley & Sons, New York, pp. 184-197.

- Stein W.E., Mannolini F., Hernick L.V., Landing E., Berry C.M., 2007. Giant cladoxylopsid trees resolve enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446(7138):904-7.
- Sun G., Dilcher D.L., Zheng S., Zhou Z., 1998. In Search of the First Flower: A Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science* 282(5394):1692-5.
- Tewari V.C., 1999. Vendotaenids: earliest megascopic multicellular algae on Earth. *Geoscience Journal* 20(1):77-85.
- Vidal G., 1989. Are late Protherozoic carbonaceous megafossils metaphytic algae or bacteria? *Lethaia* 22:375–379.
- Valentine J.W., Jablonski D., Erwin D.H., 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development* 126:851-859
- Walker T., 2010. Tetrapods from Poland trample the Tiktaalik school of evolution. *Journal of Creation* 24(1):39-42
- Zhu M., 1997. Precambrian-Cambrian trace fossils from eastern Yunnan, China, implications for cambrian explosion. *Bulletin of National Museum of Natural Science* 10:275–312

## 8. SAŽETAK

Kroz mnogo generacija, varijante gena nastale mutacijama prenose se na potomke dajući im nove osobine. S vremenom jedinke postaju sve različitije, a evoluciju pojedinih skupina možemo pratiti proučavanjem fosila, ostataka organizama i tragova njihove aktivnosti sačuvanih u kamenu. Pokazuju nam pojedine korake u evoluciji i daju nam informaciju o tome kako su se pojedina svojstva pojavljivala kroz prošlost. Najraniji oblici života bili su jednostanični. Same stanice nisu nađene u fosilnom zapisu, već nalazimo znakove njihove aktivnosti. U proterozoiku se javljaju prvi višestanični oblici života. Bili su relativno veliki organizmi bez skeleta koji su se mogli kretati, što vidimo iz nađenih ihnofosila. U kambriju organizmi postižu sve veći stupanj kompleksnosti i dolazi do vrlo nagle pojave velikog broja višestaničnih oblika. Tada su vjerojatno nastale sve moderne filogenetske linije životinja. Tijekom ordovicija pojavljuju se prvi pravi kralježnjaci, a nastaju i fosili prvih kopnenih biljaka, najčešće spore. U devonu nalazimo rane predstavnike recentnih biljaka koji razvijaju kompleksni provodni sustav, lišće i sjemenke te počinju rasti u veličine modernih stabala, dok kralježnjaci po prvi put naseljavaju kopno. Organizmi karbona i perma prolaze kroz visok stupanj diverzifikacije i pojavljuju se mnoge recentne skupine, među kojima su i sinapsidi, rana skupina gmazova iz koje su nastali sisavci. Kroz mezozoik možemo naći fosile svih velikih modernih skupina životinja. Nađen je i jedan od najpoznatijih fosila, *Archaeopteryx*, koji je prijelazni oblik između gmazova i ptica. Biljke razvijaju plod, a pojavljuju se i fosili placentalnih sisavaca, trenutačno dominantne skupine na Zemlji.

## 9. SUMMARY

Through many generations, gene variants caused by mutation, are transferred to descendants giving them new characteristics. With time, differences between organisms become more pronounced and we can follow their evolution by studying fossils, remnants of organisms and proofs of their activity preserved in stone. They show us individual steps of evolution and give us information about when each of the characteristics appeared throughout history. Earliest life forms were unicellular. Cells themselves were not found, but we do find signs of their activity. Multicellular life forms appear in Proterozoic. They were relatively large organisms without skeletons that were mobile, which we see from ichnofossils. In Cambrian period, organisms are getting more complex and there is a sudden appearance of myriad of organisms. All modern phylogenetic lines were probably formed then. During Ordovician, first vertebrates appear and we can find first plant fossils, mostly spores. Early representatives of modern plant groups appear in Devon, they develop complex conductive tissue, leaves and seeds and are growing to modern trees sizes, while vertebrates transition on land for the first time. Carboniferous and Permian organisms are subjected to high degrees of diversification and many modern groups appear, including synapsids, early reptile group from which mammals eventually evolved. Fossils of all modern animal groups appear during Mesozoic. *Archaeopteryx*, one of the most famous fossils ever discovered, appeared during that period and is a transitional form between reptiles and birds. Plants develop fruits and placental mammals are starting to appear, currently dominant group of organisms on Earth.